Morphologische, anatomische und biologische Untersuchungen über Hottonia palustris.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät

der

kgl. bayer. Friedrich-Alexander-Universität Erlangen

vorgelegt

von

Otto Brokschmidt
aus Detmold.

BOT. INSTIT. MÜNCHEN

Tag der mündlichen Prüfung: 19. Dezember 1903.

Erlangen, 1904.
Druck der Universitäts-Buchdruckerei von E. Th. Jacob.

95

Gedruckt mit Genehmigung der hohen philosophischen Fakultät zu Erlangen.

Referent: Herr Prof. Dr. Solereder.

Dekan: Herr Prof. Dr. Geiger.

Seiner lieben Braut

gewidmet.

Inhalt:

Seite

Einleitung 1

I. Vegetative Organe 4

II. Reproduktive Organe 18

III. Samenentwicklung 30

IV. Verbreitung, Überwinterung und Keimung der Samen . . 36

V. Übergang der terresten Form zur submersen und umgekehrt 42

VI. Überwinterung der Pflanze 47

Einleitung.

Die Anregung zur vorliegenden Arbeit erhielt ich von Herrn Professor Dr. Solereder auf einer Excursion, welche in die weiherreiche Gegend von Dechsendorf führte. Hottonia palustris ist dort sehr stark verbreitet und in tiefen wie seichten Gewässern vorhanden, sodass ich hinreichend Gelegenheit hatte, auch ihre Lebensweise zu beobachten. Die nachfolgenden Untersuchungen und Beobachtungen über Morphologie, Anatomie und Biologie sollen keineswegs alle die Fragen lösen, welche bei einer vollkommen erschöpfenden Bearbeitung einer Pflanze wie die vorliegende etwa aufgeworfen werden können, dagegen hoffe ich, dass dieselben zur Kenntnis der interessanten Pflanze einige bemerkenswerte Beiträge liefern werden.

Was die Literatur anbelangt, so habe ich dieselbe am Schlusse meiner Arbeit zusammengestellt. Ich habe die zerstreuten Angaben, soweit sie mir zugänglich waren, in meiner Arbeit berücksichtigt und verweise in derselben einfach auf die betreffende Nummer des Literaturverzeichnisses.

Bevor ich auf meine Untersuchungen und Beobachtungen näher eingehe, will ich eine kurze Beschreibung der Pflanze vorausschicken.

Hottonia palustris findet sich als Wasserpflanze in seichten bis 6 m tiefen Wassertümpeln und Gräben,

als Landpflanze auf sumpfigen Boden. Die Wasserpflanze besitzt einen bald gerade, bald schief aufsteigenden oder auch kriechenden Spross, welcher sich mittelst zahlreicher Adventivwurzeln in dem Boden befestigt, am Anfange des Frühjahrs sich verzweigt und in der Zeit zwischen Mai und Juli zahlreiche endständige Blütensprosse über dem Wasser entwickelt. Die Blätter sind kammförmig-fiederteilig mit linealen, fast fädlichen, ganzrandigen spitzen Zipfeln, gewöhnlich wechsel- oder auch gegenständig, unter der Inflorescenz in Quirle angeordnet. Die Blüten sind zunächst zu wenigen in Quirle und letztere in eine unterbrochene Traube angeordnet. Ihre Kronen haben eine weisse oder rötliche Färbung, die am Schlunde in orangegelb übergeht, und schwach ausgerandete Kronlappen. Sie werden von einem 5 blättrigem Kelch mit lanzettlichen, stumpfen Zipfeln umgeben, die bei der Fruchtreife meist zurückgeschlagen sind.

Die Blüten sind wie bei der Gattung Primula kurz oder langgriffelig und dementsprechend wechselt wie dort auch die Insertion der Staubblätter. Das Androeceum besteht aus 5 vor den Kronblättern inserierten Staubblättern und das Gynoeceum aus einem oberständigen, einfächerigen von Fruchtblättern gebildeten und mit einer Zentralplacenta versehenen Fruchtknoten. Bei beginnender Fruchtreife biegen sich die Blütenstiele nach unten. Die Frucht ist eine Kapsel, die nach beginnendem Faulen der Fruchtwand im Wasser in Klappen aufreisst. Die Pflanze überwintert mittelst Winterknospen bezw. flutender Sprosse und auch mittelst im Schlamm eingebetteter Sprossteile. Landformen werden häufig gebildet, zeigen aber einen etwas anderen Habitus, der mit

zahlreichen Adventivwurzeln versehene und kriechende Spross ist viel kürzer und bildet ähnliche kriechende Seitensprosse. Die Stengelinternodien sind verkürzt, die Blätter kleiner, dicker und breiter. Hinsichtlich der Blütenorgane ist kein grosser Unterschied gegenüber der Wasserpflanze vorhanden. Bezüglich des Vorkommens bemerke ich, dass dieselbe fast durch ganz Europa verbreitet ist. Eine andere Art befindet sich nur noch in Nord-Amerika. Über die Standorte der hiesigen Gegend finden sich nähere Angaben in der Flora von Schwarz (XX).

I.

Vegetative Organe.

Wie bei allen submersen Pflanzen, so findet sich auch bei Hottonia eine Reduktion des Wurzelsystems vor. Schon die Hauptwurzel des Keimlings geht bald zu Grunde und wird durch zahlreiche fadenförmige aus dem kleinen Spross hervorbrechende Adventivwurzel ersetzt, die eine Länge bis zu 25 cm erreichen. Nach meinen Beobachtungen hängt das mehr oder weniger zahlreiche Auftreten der Adventivwurzeln von dem Standorte der Pflanzen ab. Ein reichliches Auftreten an allen Teilen des Sprosses ist namentlich bei den mehr in seichten Gewässern befindlichen Pflanzen wie auch vor allem bei der Landform vorhanden, während bei den in tiefen wie auch in fliessenden Gewässern befindlichen Individuen zahlreiche büschelig angeordnete Adventivwurzel nur an dem unteren Teile des Sprosses hervorbrechen. In letzterem Falle übernehmen die Wurzeln hauptsächlich die Rolle als Haftorgane, vor allem bei den reichverzweigten bis zu 80 cm langen flutenden Sprossen, die sich mittelst 20—30 cm langem Adventivwurzeln im Boden befestigen. Ich kann mich darum der Ansicht Schencks (IX), dass Hottonia als wurzellos zu bezeichnen ist, nicht antschliessen. Wenn auch die Hauptwurzel fehlt, so übernehmen doch zahlreiche Adventivwurzeln die Function derselben, die namentlich in der Befestigung im Boden besteht.

In anatomischer Beziehung ist der regelmässige Bau der Adventivwurzeln hervorzuheben, welcher bei der Landform und der Wasserform derselbe ist. Die Wurzelspitze ist von einer gleichmässig entwickelten, kappenförmigen calyptrogenen Zellschichte, die aus mehreren Zelllagen besteht, bedeckt. Die cuticularisierte Epidermis wie auch die subepidermale Zellschichte setzen sich aus ziemlich hohen Zellen mit allseitig verdickten Wandungen zusammen. Die Epidermiszellen besitzen schwach vorgewölbte Aussenwände und bilden sich häufig zu Wurzelhaaren aus, die aber eine starke Reduktion erfahren, was bei der Landform weniger der Fall ist. Dort bilden sich ziemlich lange Wurzelhaare aus, deren Vorkommen aber nicht gerade als häufig bezeichnet werden kann. Die primäre Rinde zeigt auf dem Wurzelquerschnitt zartwandige, rundlich lumige Zellen, welche in konzentrischen Schichten wie auch in radiären Reihen angeordnet sind und kleine Interzellularräume zwischen sich nehmen. Grössere mit rotem oft krystallinischen Sekret (XXIII) erfüllte Interzellularräume, welche bei anderen Primulaceen wie z. B. Lysimachiaarten in dem Rindengewebe der Wurzel auftreten, sind nicht vorhanden. Nach innen zu wird die primäre Rinde von dem Zentralzylinder durch die Endodermis abgegrenzt, deren Radiärwände auch schon in jüngeren Wurzelstadien die Caspary'schen Punkte zeigen. Auf die Endodermis folgt sodann der Pericykel, der in den meisten Fällen nur aus einer parenchymatischen Zelllage besteht. Der Gefässbündelstrang ist meist pentarch gebaut, häufig aber auch diarch bis heptarch. In der Mitte schliessen die Holzteile dicht zusammen, ein Markgewebe ist nicht vorhanden. Die Siebteile

bestehen nur aus dünnwandigem Gewebe. Ein sekundäres Dickenwachstum des Fibrovasalsystems ist nicht vorhanden.

Gehe ich jetzt zur Betrachtung der exomorphen Verhältnisse des Sprosses über, so muss ich zunächst die verschiedene Beschaffenheit desselben berücksichtigen, die durch das amphibische Leben der Pflanze, durch ihr Vorkommen in tiefem, fliessendem oder seichtem Wasser oder auf dem Lande bedingt ist. In tiefen stehenden und in fliessenden Gewässern erreicht der Spross seine grösste Entwicklung. An diesem Standorte überwintert die Pflanze, wie in dem letzten Kapitel dieser Arbeit näher ausgeführt wird, in Form der gestielten Winterknospen. Ende März beginnen die Internodien der Knospe sich zu strecken, wachsen dabei auch in die Dicke und entwickeln aus einem Quirl von Blättern achselständige Seitensprosse, die sich in gleicher Weise wieder verzweigen, wobei sich schliesslich der Hauptspross und auch die endständigen Vegetationspunkte der Seitensprosse sich über dem Wasserspiegel als Inflorescenzen erheben. Es entstehen auf diese Weise an solchen Standorten ganze submerse Wiesen, welche von Hottonia gebildet werden. Solche traf ich beispielsweise in dem tiefen Oberndorfer Weiher. Die Länge der stark verzweigten Exemplare erreichten hier 2 m, die Dicke des Sprosses war dabei 5 —8 mm. In ähnlicher Weise verhielten sich die stark verzweigten bis 80 cm langen flutenden Sprosse, die ich in dem den oberen Dechsendorfer Weiher umfliessenden Graben beobachtete. Die Üppigkeit dieser Vegetation nimmt ab im Verhältniss zur Tiefe des Wassers. Ist das Wasser seicht, so reduciert sich auch die Länge und Dicke des Sprosses und findet ihre geringste Aus-

bildung im Typus der Landform, bei welchem der Spross kurz bleibt und einen Durchmesser von 2—3 mm zeigt. Gegen Ende der Blütezeit bilden sich unverzweigte 2—3 mm dicke und bis 30 cm lange Seitensprosse an den unteren Teilen der in tiefen stehenden Gewässern befindlichen Sprosse und der flutenden Sprosse in den Gräben aus. Wenn dieselben hervortreten ist die Achse des Hauptsprosses bereits in einen fauligen, schwammigen Zustand übergegangen. In der Folge dehnt sich das Faulen auf längere Partieen der Achse des Hauptsprosses und auf die Basalteile der Inflorescenzen tragenden Seitensprosse aus. Auf diese Weise werden schliesslich mit fortschreitender Fäulnis die vegetativen Seitensprosse losgelöst; dieselben treiben dann an ihrem unteren Ende Adventivwurzeln und können auf diese Weise der vegetativen Vermehrung der Pflanze dienen. Mitunter kommt es auch vor, dass nach dem Faulen des Hauptsprosses das mehr oder weniger zusammenhängende Sprosssystem in die Tiefe geführt wird und dort erst späterhin die vegetativen Sprosse allmählich als selbst ständige Pflanzen frei werden.

Bei den in seichten Gewässern befindlichen Pflanzen findet bisweilen eine ähnliche, wenn auch nicht so reichliche Verzweigung des Sprosssystems statt und späterhin auch eine analoge vegetative Vermehrung, indem sich auch hier die Seitensprosse vom faulenden Muttersprossen ablösen.

Die Sprosse der Landform bleiben im allgemeinen kurz, wenn auch im Laufe des Sommers eine stärkere Streckung der Internodien eintritt.

Die Blätter von Hottonia sind, wie bereits die Diagnose in der Einleitung ausführt, gestielt kamm-

förmig, fiederteilig, sowie zart und durchscheinend. Die annähernd gegenständigen Fiederblättchen stellen lineale fadenförmige, ganzrandige Zipfel vor und finden sich in verschiedener Zahl; an den kräftig entwickelten Blättern der Tiefwasserform (siehe unten) tritt hin und wieder ein Fiederchen II. Ordnung auf. Rücksichtlich ihrer Stellung sind sie wechsel-, gegenständig, typisch oder unvollkommen quirlständig, im letzteren Falle ist die Stellung auch annähernd quirlständig, indem die Internodien stark gestaucht, aber doch mit freiem Auge sichtbar sind. Nach der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung von Kamienski (V), auf die ich unten noch zurückkomme, beträgt die Divergenz bei der spiraligen Blattentwickelung 5/8. Die Grösse der einzelnen Blätter hängt von dem Standort der Pflanzen ab, ob dieselben in tiefen oder mehr flachen oder aber auf dem Lande ihren Standort haben. So erreichen die Blätter submerser Tiefwasserpflanzen mit 8 mm dicken Sprossteilen eine Länge von 8 cm, die einzelnen Fiederchen, von denen bis zu 30 an einem Blatt sich vorfinden, eine solche von 3 cm. In seichten Gewässern sind die Blätter kleiner, die durchschnittliche Länge beträgt 6 cm. Noch kleiner sind die Blätter der Landform, die bei weitem nicht die Grösse der submersen Blätter erreichen. Das ganze Blatt zeigt eine Länge von höchstens 2 cm und die einzelnen Fiederchen, die bis zu 16 sich vorfinden, eine Länge von 7 mm. Das Blatt besitzt hier ein viel dunkelgrüneres Aussehen und zeigt einen matten Glanz. Im Gegensatz zu den Landformen anderer submerser Gewächse entwickeln die Blätter der Landform von Hottonia, was besondere Hervorhebung verdient, nach meinen Beobachtungen keine Wurzeln.

Die Vermutung Schencks, dass sich die Landform von Hottonia hierin wie die anderen Wasserpflanzen verhalten werde, hat sich also nicht bestätigt.

Ich komme nun auf die Anatomie des Sprosses zu sprechen. Es soll zuerst von der Entwicklungsgeschichte des Sprosses, welche Kamienski ausführlich untersucht hat, dann von der Anatomie der Sprossachse und des Laubblattes die Rede sein; im Anschluss daran werde ich noch über die Anatomie der Keimblätter berichten.

Über die Entwicklungsgeschichte des Sprosses sei folgendes, zum Teil wörtlich, nach Kamienski angeführt: Der kegelförmige, später sich verlängernde Vegetationspunkt entwickelt zahlreiche Blattanlagen, welche in 3/8 Stellung angeordnet sind. Die Blätter sind durch unregelmässige Internodienentwicklung in Quirle angeordnet. Ein durch die Sprossspitze geführter Längsschnitt zeigt unter der Epidermis ein meristematisches undifferenziertes Gewebe, dessen peripherische Zellen sich vergrössern und in Dauergewebe der Rinde übergehen; die mittleren Zellen dagegen teilen sich in der Entfernung von mehr als 10 Zellen von der Spitze längs und stellen die ersten Anlagen eines Procambiumstranges vor. Die Procambiumanlagen entstehen fast immer in der Mitte des Sprosses; die unterhalb der Blattanlagen gebildeten Procambien der Blattspuren vereinigen sich später mit dem zentralen Procambiumbündel, dessen peripherische Zellen sich häufiger teilen als die mittleren. Dieselben bilden einen kleinzelligen, dem Bastteil entsprechenden Gewebering und umschliesen die mittleren Zellen, welche dem Holzteil entsprechen. Die Gefässbündelelemente werden nicht gleichzeitig angelegt.

Zuerst entstehen von der Seite der am meisten entwickelten dicht oben liegenden Blattanlagen die Protophloemzellen und dann später die ersten Spiralgefässe. Auf diese Weise wird in der weiteren Entwickelung ein aus zerstreuten Gefässen und dünnwandigen Holzzellen bestehender zentraler Holzzylinder gebildet, der nach aussen von ringartig angeordneten Bastgruppen umgeben wird.

Die Anatomie der ausgewachsenen Sprossachse beschreibe ich nun im folgenden nach Präparaten, welche ich von einem 7 mm dicken Achsenstücke der submersen Pflanze angefertigt hatte.

Der Querschnitt derselben zeigt zu äusserst eine Epidermis aus grösseren und kleineren Zellen, welche mit einer dünnen Aussenwand und einer schwachen Cuticula versehen sind; auf dem Flächenschnitt sind die Epidermiszellen viereckig und in axiler Richtung stark gestreckt. Spaltöffnungen fehlen in der Epidermis. Zwischen den Epidermiszellen sind zahlreiche 3—4 zellige, gestielte und mit einem einzelligen kugeligen oder länglichen Köpfchen versehene Drüsenhaare inseriert. Auf die nähere Beschreibung und die Entwickelungsgeschichte dieser Haare komme ich unten bei Besprechung der Blattanatomie zurück. Es sei nur noch bemerkt, dass ein grosser Teil der Drüsenhaare der Achse mit Vanillin-Salzsäure behandelt, die Raciborskische Reaktion auf Myriophyllin geben. Auf die Epidermis folgt nach innen die primäre, von parenchymatischem Gewebe gebildete Rinde, in der Sklerenchymelemente vollkommen fehlen. Dieselbe besteht in ihrem äusseren Teile aus 2—3 Zellschichten dichten Parenchyms, dessen Zellen auf dem Querschnitt grösser oder kleiner erscheinen, sodann aus

einer mittleren mit grossen Interzellularen versehenen Partie, und schliesslich einen inneren bis an die Endodermis heranreichenden Teile, der sich ebenfalls aus 2—3 Zelllagen dichten Parenchyms zusammensetzt. Die mittlere Partie, welche den grössten Teil der primären Rinde bildet, wird von verschieden weiten (Durchmesser bis fast 1 mm), röhrenförmigen das ganze Internodium durchziehenden, im Querschnitt rundlichen bis mehrseitigen Interzellularräumen durchzogen, welche durch einzellschichtige Wände von einander getrennt sind, und zu 3 bis 4 in radialer Richtung auftreten. Die Zellen zwischen den Lücken bilden auf dem Querschnitt ein Netzgewebe, dessen äusserste und innerste Masche zum Teil etwas kleiner sind, als die mittleren. Die Entstehung der Interzellularräume erfolgt schizogen. In den Internodien sind nach Kamienski die gangförmigen Interzellularräume durch Querwände geschlossen. Im gesamten primären Rindenparenchym sind reichliche Chloroplasten, sowie Assimilationsstärke anzutreffen. Die Endodermis, welche das Gefässbündelsystem von der primären Rinde trennt, zeichnet sich durch ziemlich weitlumige, im Querschnitt rundliche Zellen aus, welche an den Radiärwänden die Caspary'schen Punkte zeichnen und Stärke führen. Ich füge gleich bei, dass ich die Endodermis nicht überall gleich deutlich entwickelt fand und insbesondere die Caspary'schen Punkte nicht darin zu sehen waren, sodass das Fehlen der Endodermis in der Figur 30 H. Schenck's (X.), und ebenso die Bemerkung Decrocks (XVII.) »pas d'endoderme differencié« gerechtfertigt erscheint.

Das Gefässbündelsystem ist wie bei anderen submersen Pflanzen entsprechend den an Zugfestigkeit

der Sprossachsen gestellten Ansprüchen ausgebildet, kurz gesagt eine marklose Stele. Nach innen von der Endodermis folgt erst ein 1—2 schichtiger parenchymatischer Pericykel, sodann der Weichbastring, der aus kleinzelligen Zell-Gruppen besteht, die durch grössere Zellen von einander geschieden werden. Sklerenchym fehlt in dem Weichbast. Der marklose Holzzylinder wird von einem zentral gelegenen markähnlichen Gewebe gebildet, welches mit H. Schenck als unverholztes Holzparenchym angesprochen werden muss und in welchem kleinere oder grössere Interzellularräume mit Resten der primären Ring- und Spiraltracheiden vorkommen, sowie von einem peripherisch gelegenen Holzmantel, welcher auf dem Querschnitt zwischen dünnwandigen unverholzten Parenchymzellen zahlreiche ziemlich grosslumige verholzte und infolge grosser einfacher Tüpfelung netzförmig verdickte Gefässe mit horizontalen, einfach durchbrochenen Querwänden einschliesst. Zwischen Bast- und Holzteil beobachtet man häufig noch Zellen, die in Teilung begriffen sind; ein wirklicher Cambiumring und ein normales Dickenwachstum durch einen solchen kommt aber nicht vor. Die Natur des Gefässbündelsystems als marklose Stele tritt deutlich auf Querschnitten durch jüngere Sprossachsen hervor. Man beobachtet hier im Zentrum des zylindrischen Holzkörpers deutlich ein mehr oder weniger stark entwickeltes markähnliches Gewebe, in welchem die Primärtracheen zerstreut liegen. Durch Auflösen der letzteren und Dilatationen des markähnlichen Gewebes, durch Teilungen der dünnwandigen Zellen im peripherischen Holzgewebe und im Bastgewebe und Bildung von Gefässen im ersteren, kommt allmählich

die oben beschriebene Struktur der dicken Achse zu Stande.

Die Sprossachsen der in seichtem Wasser befindlichen Pflanze zeigen keine wesentlichen Strukturunterschiede gegenüber denen der Tiefwasserpflanze. Das gleiche gilt im allgemeinen für die Sprossachse der Landform. Nur ist die Endodermis hier viel deutlicher entwickelt, indem sie, ähnlich wie in der Wurzel aus niederen, im Querschnitt tangential gestreckten und auf den Radiärwänden mit sehr deutlichen Caspary'schen Punkten versehenen Zellen zusammengesetzt ist. Das zentrale Leitbündelsystem entspricht hier vollkommen demGefässbündelsystem einer dünneren Sprossachse der submersen Pflanze, indem das zentrale markähnliche Gewebe weniger entwickelt ist und Primärtracheen enthält. Spaltöffnungen sind auf der Epidermis nicht vorhanden.

Über die Anatomie des Blattes ist folgendes zu erwähnen.

Die Epidermiszellen sind dünnwandig und von einer dünnen Cuticula bedeckt; ihre Aussenwände sind schwach vorgewölbt; ihre Grösse erscheint auf dem Blattquerschnitt etwas verschieden. Die oberseitigen Epidermiszellen sind in der Längsrichtung des Blattes bezw. der Fiederblättchen gestreckt und haben einen annähernd vierseitigen Umriss. Die kürzeren Seitenwände sind in der Flächenansicht meist gerade, während die längeren mehr oder weniger wellig gebogen sind. Die über dem Hauptnerven und an den Blatträndern verlaufenden Zellen sind länger gestreckt und schmäler, als die zwischen beiden gelegenen. Nach der Spitze des Fiederchen zu sind die Wände der Zellen stark wellig gebogen. Die unterseitigen

Epidermiszellen zeigen im allgemeinen dieselben Strukturverhältnisse wie die oberseitigen; nur sind ihre Wandungen weniger wellig gebogen. Chloroplasten kommen, wenn auch nicht immer, so bei der in seichten Gewässern vegetierenden Pflanze und manchmal auch bei der Landform in der Blattepidermis vor; die Angabe über ihr Fehlen bei Schenck (X. pag. 20) ist dahin zu berichtigen. Die Spaltöffnungen fehlen dem Blatt der Tiefwasserform vollkommen, treten dagegen bei den in seichtem Wasser wachsenden Hottonia Pflanzen und ebenso bei der Landform, bei letzterer in entsprechend reichlicher Zahl, am Blatt auf. Sie finden sich zunächst am Blattrande, aber auch zerstreut auf der Blattoberseite. Ihre Schliesszellen sind weitlumig, die an den Vorhof und die Athemhöhle grenzenden Zellwände nur wenig dicker als die übrigen. Besondere Nebenzellen fehlen. Ausser den Spaltöffnungen finden sich bei der zuletzt erwähnten Form an der papillenartig ausgebildeten, abgerundeten Spitze des jungen Blattes eine oder mehrere Wasserspalten; später sind dieselben verschwunden und die Blattspitze ist dann verschleimt.

Über das Vorkommen von Spaltöffnungen bei Hottonia berichtet schon Askenasy (I.), welcher schreibt: »Bei Hottonia palustris entstehen an der Spitze der Blattzipfel einige wenige normal ausgebildete Spaltöffnungen auch bei solchen Pflanzen, die stets untergetaucht gewachsen sind und hier ist die Erscheinung noch viel leichter zu beobachten als bei Ranunculus aquatilis. Das gesamte Zellgewebe an der Spitze, an der sich die Spaltöffnungen finden, stirbt vor dem völligen Auswachsen des Blattes ab. Es sei mir erlaubt, noch beizufügen, dass ich sowohl von Hottonia palustris wie von Myriophyllum charakteristische Landformen mit wohl ausgebildeter Epidermis und Spaltöffnungen erhalten habe, und dass die beiden Pflanzen den Inhalt meiner nächsten Mitteilungen bilden werden«. Auch Areschoug und Göbel (XI.) und in neuerer Zeit Decrock (XVIII.) erwähnen

das Vorkommen von Spaltöffnungen, während Schenck (X.) dieselben nicht beobachtet hat. Areschoug (IV.) sah sie am Rande der Fiederblättchen, aber nicht auf der Blattfläche und erblickt in der besonderen Gestaltung einiger Epidermiszellen der letzteren, die auf dem Querschnitt dünnwandiger und mehr tafelförmiger erscheinen, die ersten Anlagen von nicht ausgebildeten Spaltöffnungen. Schenck gibt an, dass sich nirgends Epidermiszellen zu Spaltöffnungen differenzieren, was aber nach meinen Beobachtungen nur für die Tiefwasserform zutrifft.

Die Struktur des Mesophylls entspricht dem gewöhnlichen submersen Leben der Pflanze. Dieselbe wird von rundlichen, isodiametrischen, chlorophyllführenden Zellen gebildet, welche insbesondere im Blattinnern grössere und kleinere Interzellularräume zwischen sich nehmen. Die subepidermale Zellschichte schliesst auf beiden Blattseiten dichter zusammen; ihre Zellen sind etwas gestreckt in der Längsrichtung des Blattes und zeichnen sich auf der Blattoberseite durch reichlicheres Chlorophyll aus. Bemerkenswert ist noch, dass nach der Spitze der Fiederblättchen zu die Grösse der Interzellularräume abnimmt.

Das Stranggewebe des Blattes ist sehr einfach gebaut. In das Blatt tritt ein Gefässbündel ein, welches in die Fiederblättchen Seitennerven abgibt, die sich mitunter verzweigen. Das Leitbündel zeigt auf dem Querschnitt annähernd die Struktur eines konzentrischen Gefässbündels mit exzentrisch gelagertem Xylem und kann als ein Übergangstypus von einer Stele zu einem einfach collateralen Leitbündel aufgefasst werden. Dasselbe wird von einer nicht deutlich differenzierten Parenchymscheide umschlossen. Der exzentrisch gelagerte Holzteil besteht aus wenigen spiralig- oder ringförmig verdickten Tracheen. Derselbe wird nach unten und seitlich von

einem Bogen von Bastgewebe begrenzt, welcher aus kleinen Inseln von Weichbastgewebe und dazwischen gelegenen grösserzelligen Parenchym besteht, während nach oben sich nur eine oder die andere kleine Weichbastinsel anschliesst. Mechanische Elemente gehen den Gefässbündeln völlig ab.

Ich gehe nun zur charakteristischen Behaarung des Laubblattes über. Dieselbe besteht aus kurzen oder länger gestielten Drüsenhaaren, mit einer Epidermiszelle als Basalzelle, gewöhnlich eine, selten zwei Stielzellen und einer kugeligen oder länglichen sezernierenden Endzelle; sie findet sich an den Blättern der submersen, wie der terrestren Form vor. Die Entwickelungsgeschichte der Drüsenhaare ist eine sehr einfache. Eine Epidermiszelle wölbt sich zunächst papillenförmig vor. Dann entsteht eine Querwand im Niveau der Epidermisaussenwand. Der hierdurch abgegrenzte Haarkörper gliedert sich sodann durch 1—2 Querwände in 1—2 Stielzellen und die sezernierende Endzelle. Die Wandungen des Drüsenhaares sind dünn und mit einer dünnen Cuticula bedeckt. Dieselben geben gewöhnlich die Zellulosereaktion, auch ist mitunter die Stielzelle verkorkt. Die Drüsenköpfchen sezernieren in erster Linie Schleim. Dieser entsteht durch Verschleimung des äusseren Teiles der Zellulosewand, sammelt sich in kleinen oder grösseren Mengen zwischen Zellulosemembran und Cuticula an und wird schliesslich durch Sprengung der Cuticula frei. Besonders erheblich ist die Schleimbildung in den kugeligen Drüsenköpfchen. Der Zellinhalt der kugeligen Köpfchen enthält gewöhnlich einen gelblich gefärbten, harzartig aussehenden und stark lichtbrechenden Tropfen aus einer nicht näher

gekannten Substanz, der in Alkohol unlöslich, in Äther zum Teil löslich ist, mit Osmiumsäure sich nicht schwärzt und die Raciborskische Reaktion auf Myriophyllin nicht gibt. In den länglichen Drüsenköpfchen beobachtet man hingegen im körnigen Plasma grosse, helle runde Körper in Einzahl oder zu wenigen, welche sich mit Vanillinsalzsäure kirschrot färben und sohin aus Myriophyllin bestehen.

Im Anschluss an die Besprechung der Blattstruktur mag noch hervorgehoben sein, dass im allgemeinen keine besondern Strukturverschiedenheiten zwischen submerser Form und Landform, ausser dem schon erwähnten, angetroffen wurden.

Zum Schlusse des Kapitels soll noch von der Anatomie der Keimblätter die Rede sein. Die Epidermis ist dünnwandig und mit einer dünnen Cuticula versehen. Ihre Struktur ist auf beiden Keimblattseiten dieselbe. An dem untersten Teile des Keimblattes haben die Epidermiszellen einen vierseitigen Umriss und sind in der Richtung des Mittelnerven ziemlich stark gestreckt; in den übrigen Teilen zeigt die Flächenansicht mehr oder weniger gestreckte oder fast isodiametrische, mit undulierten Seitenrändern versehenen Epidermiszellen. Zwischen den letzteren befinden sich auf der Blattoberseite und am Blattrande zahlreiche Stomata. Auf der Blattoberseite kommen grössere und kleinere und zuweilen auch gepaarte vor. Die Lumina der Schliesszellen sind gross, die Wände fast gleichmässig und wenig verdickt.

Das Assimilationsgewebe ist dicht und fast lückenlos. Dasselbe besteht in der Mitte des Blattes aus drei, gegen den Blattrand zu aus zwei Schichten rundlicher, chlorophyllreicher Zellen. Das Leitbündel

des Hauptnerven und der davon in geringer Anzahl abgehenden Seitennerven ist collateral gebaut und besitzt kein Sklerenchym. An den Keimblättern finden sich schliesslich auch die Köpfchenhaare, sowohl auf der Blattfläche als auch am Blattrande, am letzteren die mit der Lupe sichtbare Wimperung des Keimblattes bewirkend. Bemerkenswert ist, dass die Drüsenstiele gekrümmt sind, sodass das Köpfchen gegen die Keimblattspitze zu gerichtet erscheint, weiter, dass nur ellipsoidische Köpfchen vorkommen, der Zellinhalt die Myriophyllinreaktion gibt, während die kugeligen Köpfchen mit dem harzähnlich aussehenden Sekret fehlen.

II.

Reproduktive Organe.

In diesem Abschnitte meiner Arbeit soll zunächst der Reihe nach von den äusseren morphologischen Verhältnissen der Inflorescenz, der Blüte im allgemeinen, der Blütenteile und dann der Frucht und des Samens die Rede sein, und es sollen dabei auch die anatomische Struktur dieser Organe eine entsprechende Berücksichtigung erfahren.

Die Inflorescenzen, welche sich aus den endständigen Vegetationspunkten der beblätterten Sprosse und zwar über einem Laubblattquirl entwickeln und sich im normalen Fall über den Wasserspiegel erheben, sind langgestielte Trauben und echte racemöse Inflorescenzen. Die gestielten Blüten derselben sind zu 2—6 in Quirle angeordnet, welche von ebenso viel linealen und grün gefärbten Hochblättern gestützt werden, in den unteren Quirlen dabei reicher an Zahl, wie in den oberen; die Quirlen selbst sind in 3—8

Zahl vorhanden und durch verschieden lange, nach der Spitze der Infloresbenz zu kürzeren Internodien von einander getrennt. Die Länge der Inflorescenz ist eine verschiedene. Dieselbe (einschliesslich des Inflorescenzstieles) schwankt zwischen 10 und 70 cm. Der Inflorescenzstiel misst dabei 8—40 cm. Die Länge der Blütenstiele ist gewöhnlich 1—1,5 cm, bei submersen Blüten dagegen kürzer; die Länge der Hochblätter 6—8 mm, die Breite 1 mm. Das Aussehen der Inflorescenz, welche namentlich durch die Länge derselben, die Zahl der Quirle und die Zahl der Blüten in den Quirlen bedingt wird, ist eine verschiedene je nach dem Standort der Pflanze. In dieser Hinsicht will ich besonders hervorheben, dass die von mir im unteren 6 m tiefen Oberndorfer Weiher gefundenen blühenden Sprosse Inflorescenzen bis zu 70 cm Länge besassen, während bei den von mir beobachteten blühenden Landpflanzen (an Zahl etwa 30) die Länge der Inflorescenz nur 10—20 cm betrug, weiter, dass ich bei den Tiefwasserformen bis 8 Quirle an den Inflorescenzen, dabei 3—6 Blüten in jedem Quirl und 10 cm lange Internodien zwischen den Blütenquirlen antraf, während die schon angezogenen Landformpflanzen nur 2—3 Blütenquirle und in jedem dieser 2—3, mitunter zum Teil im Knospenstadium verbleibende Blüten zeigten.

Die anatomische Struktur der in der Mitte hohlen und von einem weiten zylindrischen Luftgang durchsetzten Inflorescenzachse ist bei der Wasser- und Landform dieselbe. Die dünnwandige Epidermis ist relativ kleinzellig im Querschnitt und zeigt in der Flächenansicht vierseitig und in der Längsrichtung gestreckte Zellen. Sie enthält auchStomata und trägt die fürHottonia charakteristischen Aussendrüsen. Das primäre Rindengewebe besteht

aus 5—6 Schichten dünnwandigen Parenchyms, das von grösseren oder kleineren Interzellulargängen (an Zahl im Radius 1—3) durchsetzt wird. Die Zellen derselben sind in axiler Richtung gestreckt, im Querschnitt rundlich und besitzen im äusseren Teile der Rinde einen kleineren Durchmesser, als im inneren. Die innerste Schichte dieses Parenchyms, welche fast lückenlos zusammenschliesst, bildet die Endodermis. Die Zellen derselben schliessen sich durch ihre beträchtliche Lumengrösse, ihre parenchymatische Natur und ihre Struktur in axiler Richtung an die inneren Zellen des primären Rindenparenchyms an, unterscheiden sich von dieser aber wesentlich durch die deutliche Verholzung ihrer nicht viel stärker verdickten, aber schon im Wasserschnitt ein anderes optisches Verhalten zeigenden Wandung. Auf die Endodermis folgt nach innen ein 2—3 Zellschichten dicker sklerenchymatischer Pericykel, dessen prismatische Zellen gleichfalls parenchymatisch und verholzt sind, aber einen viel kleineren mehrseitigen Querschnitt und eine stärker verdickte Zellwand, wie die Endodermiszellen aufweisen; die Zellen des Pericykelparenchyms zeigen ausserdem auf ihren Längsrändern zahlreiche spaltenförmige Tüpfel. Pericykelparenchym und Endodermis bilden zusammen einen gut entwickelten Festigungsring. Sie werden, wie angeführt sein mag, schon von Decrock (XVII.) richtig beschrieben; doch ist dessen Angabe eines »pericykle mince et cellulosique« nicht zutreffend. Dem Pericykelgewebe liegen dicht die zu 20 und mehr in einem Kreis angeordneten isolierten und collateralen Leitbündel der Inflorescenzachse mit ihrem wohl entwickelten Bastteile an. Der Holzteil enthält abgesehen von dünnwandigen Zellen und den Spiraltracheen

auch netzförmig verdickte, mit einfachen Perforationen versehene Gefässe. Zwischen den Gefässbündeln und nach innen von denselben befindet sich ein markähnliches grosszelliges Parenchymgewebe, das den schon oben erwähnten grossen Interzellulargang umschliesst.

Über die Anatomie des Blütenstieles ist folgendes anzuführen. Der Querschnitt derselben zeigt zunächst eine Epidermis mit Spaltöffnungen und ziemlich langgestielten Drüsenhaaren und von annähernd derselben Struktur der Zellen, wie an der Inflorescenzachse; sodann die primäre Rinde aus rundlichen Zellen mit nicht sehr grossen Interzellularräumen dazwischen; noch weiter nach innen 1—2 Schichten kleinere Zellen, die als unverholztes Pericykelparenchym anzusprechen sind. Diesen angelehnt finden sich 6—7 collaterale in einem Kreis angeordnete Leitbündel, und zu innerst ein markähnliches parenchymatisches Gewebe mit zentral gelegenem nicht grossem Interzellulargang, welches zwischen den Gefässbündeln bis zum Pericykel vordringt. Rücksichtlich der Struktur der Leitbündel ist noch zu erwähnen, dass der Bastteil jedes Leitbündels aus zwei bis drei kleinzelligen Weichbastgruppen besteht, die von einander durch dünnwandiges grosszelliges Pericykelparenchym getrennt sind. Es mag hier gleich bemerkt sein, dass die nach abwärts gerichteten Fruchtstiele, von denen später noch die Rede sein wird, gegenüber den Blütenstielen eine in mannigfacher Hinsicht veränderte anatomische Struktur besitzen. Die Fruchtstiele sind dicker und dementsprechend sind die Zellen des primären Rindengewebes grösser geworden; auch seine Interzellulare sind grösser. Eine deutliche Endodermis mit charakteristischer Wandbeschaffenheit

ist im Fruchtstiel ebensowenig entwickelt, wie im Blütenstiel, wenn auch die innerste Zellschichte der primären Rinde durch die übereinstimmende Gestalt ihrer festzusammenschliessenden Zellen endodermisartiges Aussehen gewinnt. Das dünnwandige Pericykelparenchym des Blütenstieles hat sich im Fruchtstiel zu einem 1—2 schichtigen sklerenchymatischen Pericykel entwickelt, der an den Pericykel der Inflorescenzachse erinnert. Die Leitbündel zeigen eine stärkere Entwickelung ihres Gefässbündelsystems; zwischen den Weichbastgruppen ein und desselben Leitbündels ist mitunter das Pericykelparenchym sklerosiert. Der Interzellulargang hat sich entsprechend vergrössert.

Die Anatomie der Hochblätter ist die folgende. Die Epidermiszellen beider Blattseiten haben dieselbe Struktur. Am Blattgrunde wie unter dem Mittelnerv erscheinen dieselben in der Flächenansicht vierseitig und in Richtung des Mittelnerven gestreckt; gegen den Blattrand zu haben sie mehr oder weniger gebogene Seitenwände. Die Stomata kommen auf beiden Blattseiten vor, dabei oberseits zahlreicher, weiter auch am Blattrande; die Schliesszellenpaare der Blattfläche zeichnen sich durch verschiedene Grösse aus. Drüsenhaare mit kugeligen oder länglichen Köpfchen finden sich in grosser Zahl auf der Unterseite. Das Mesophyll setzt sich aus rundlichen gleichförmig gestalteten Parenchymzellen zusammen und besitzt keine grösseren Interzellularräume. Das eintretende collaterale Gefässbündel gibt einige Seitenzweige ab und erscheint mehr oder weniger reduziert.

Über die Struktur der Blüte kann ich mich kurz fassen, da dieselbe schon oft genug von den Systematikern dargelegt worden ist. Die Blüte ist in

Fünfzahl gebaut. Die Blütenhülle besteht aus fünf freien Kelchblättern und 5 Kronblättern, welche letztere zu einer trichterförmigen bis präsentiertellerförmigen weiss oder rötlich gefärbten Krone mit eiförmigen, ausgerundeten, imbricierten Lappen verwachsen sind. Von den 10 Staubblattanlagen sind, wie bei den Primulaceen überhaupt, nur die fünf inneren als fertile Staubblätter ausgebildet, während die fünf äusseren vollkommen abortiert sind. Die Insertion der Staubblätter an der Kronröhre ist eine verschiedene, wovon noch die Rede sein wird. Die Filamente sind kurz und pfriemenförmig; die vierfächerigen, länglichen und introrsen Antheren sind dorsal, wenig weit über ihrer Basis angeheftet und springen mit Längsspalten auf. Der oberständige und einfächerige, im unteren Teile kugelige Fruchtknoten wird von 5 mit den Staubblättern alternierenden Fruchtblättern gebildet und von einem kurzen oder längerem Griffel mit köpfiger Narbe gekrönt. Die schwach gekrümmten, annähernd campylotropen und mit einem doppelten Integument versehenen Samenanlagen sitzen in grosser Zahl einer am Boden des Fruchtfaches sich erhebenden Centralplacenta auf. Schliesslich sei noch bemerkt, dass bei Hottonia, gleichwie bei Primula Heterostylie[1]) vorkommt. In den langgriffeligen Blüten sind die Staubblätter in der oberen Hälfte der Kronröhre inseriert

1) Ueber das Vorkommen der langgriffeligen bezw. kurzgriffeligen Form machte ich in der Umgebung von Erlangen folgende Beobachtungen. An dem Standort bei Oberndorf, einem tiefen Gewässer, findet sich nur die langgriffelige Form vor, am Standort bei Dechsendorf, einem weniger tiefen Gewässer, die lang- und kurzgriffelige. Von 35 Exemplaren der Landformen, welche ich zu beobachten Gelegenheit hatte, waren 34 kurzgriffelig und nur eine langgriffelig.

und ragen noch mit einem Teil ihrer Antheren aus dem Kronschlunde hervor; in den kurzgriffeligen sind sie dagegen an der Basis der Kronlappen über dem Kronschlunde befestigt. Die Griffel ragen in den langgriffeligen Blüten 1—2 mm aus der Kronröhre hervor; bei den kurzgriffeligen erreichen sie fast die Länge der Kronröhre.

Ich komme nun noch ausführlicher auf die einzelnen Blütenteile unter Berücksichtigung ihrer Anatomie zu sprechen. Die Kelchblätter sind lanzettlich, an der Spitze etwas stumpf, krautig, 4—5 mm lang und 1 mm breit. In anatomischer Beziehung zeigen diesselben annähernd dieselben Verhältnisse wie die Hochblätter, nämlich: »Epidermiszellen beiderseits vierseitig und gestreckt in Richtung des Mittelnerven oder gegen die Kelchblattspitze zu, mit undulierten Seitenrändern; Stomata beiderseits, besonders reichlich oberseits, sowie auch am Blattrande; Drüsenhaare ebenfalls auf beiden Seiten; Mesophyll dicht, aus rundlichen Zellen; drei Hauptnerven mit je einem collateralen Leitbündel, im oberen Teile des Blattes etwas verzweigt.

Bezüglich der Krone mag zunächst angeführt sein, dass die Grössenverhältnisse bei der Wasser- und Landform etwas verschieden sind. Die Kronröhren der Wasserform haben eine Länge von 4—5 mm, die der Landform und unter Wasser befindliche Blüten nur eine solche von etwa $3^1/_2$ mm. Die submersen Blüten haben rötlich gefärbte Kronen, während die über Wasser tretenden Blüten weiss gefärbt sind. Die Kronlappen besitzen eine Länge von 7 mm bei einer Breite von 4—5 mm. An ihrer Basis und zwar auf ihrer Innenseite zeigen sie je eine in der Breiten-

richtung verlaufende Verdickungsleiste (keine Schlundschuppen!) welche schwach konvex in den Kronenschlund vorspringt, gelblich gefärbt ist und das sternförmige Aussehen des Kronenschlundes bei der Betrachtung der Kronen von oben her bewirkt. Rücksichtlich der Anatomie müssen Kronröhre und Kronlappen getrennt behandelt werden. Die Epidermis der Aussen- und Innenseite der Kronröhre ist gleichmässig ausgebildet. Sie zeigt in der Flächenansicht vierseitige Zellen, die in der Richtung der Längsaxe der Kronröhre gestreckt sind; Stomata habe ich nicht beobachtet, doch hin und wieder die charakteristischen Drüsenhaare. Das Mesophyll der Kronröhre wird von schlauchförmigen gleichfalls in der Richtung der Kronröhre längs gestreckten Zellen gebildet, welche in gleicher Richtung gestreckte Intercellularräume zwischen sich nehmen und hin und wieder sich mikurzen seitlichen Ausbuchtungen berühren. Die Kronlappen zeigen zunächst in der Ausbildung ihrer Epidermiszellen bemerkenswertes. Die typisch ausget bildete Epidermiszelle besitzt in der Flächenansicht bei annähernd gleichen Durchmessern, zackig gewellte Seitenränder und leistenartige, an die Winkelscheitel der Zellen sich anschliessende Vorsprünge, welche letztere in das Lumen der Zelle vordringen und durch eine entsprechende Faltenbildung der Seitenränder bedingt sind. Diese charakteristische Struktur kann man bei den Epidermiszellen der Aussenseite ganz allgemein beobachten; auf der Innenseite tritt sie in ihrer typischen Form nur gegen die Spitze und am Rande der Lappen auf, während die andern Epidermiszellen einen mehr polygonalen Umriss und weniger bis schwach entwickelte Leisten aufweisen, so nament-

lich im Basalteil der Lappen. Die oberseitigen Epidermiszellen sind weiter gegenüber den unterseitigen durch den Besitz von Papillen ausgezeichnet. Spaltöffnungen kommen nur am Rande der Lappen vor. Das Mesophyll der Kronlappen besteht aus einem unregelmässigen sternförmigen Gewebe, dessen Zellen im unteren Teile gestreckt, im oberen mehr isodiametrisch sind.

Die Staubblätter besitzen eine Länge von 2—3 mm, wobei bis 1,8 mm auf das Filament und bis 1,2 mm auf die fast $^1/_2$ mm breite Antheren kommen. Der Querschnitt der Anthere zeigt die vier Antherenfächer und das einseitig entwickelte Connectiv mit seinem collateralen Leitbündel. Die Cuticula des Endotheciums ist gestreift; die Zellen derselben zeigen in der Flächenansicht wellige Seitenränder. Das Endothecium besitzt auf den Seiten- und Innenwänden leistenförmige Verdickungen. Die Struktur der Pollenkörner ist die des gewöhnlichen Dicotylenpollens mit drei exinefreien Stellen für den Austritt des Pollenschlauches. Die Exine des Pollens ist vollkommen glatt.

Der Fruchtknoten hat in den lang- bezw. kurzgriffeligen Blüten eine Länge von 5,2—6,5 mm bezw. 3,2—4,7 mm, wovon 4—5 mm, bezw. 2—3 mm auf den Griffel treffen. Die kopfige Narbe ist auf ihrem Scheitel mit einer seichten Furche versehen und zeigt auf ihrer ganzen Oberfläche Bildung von Papillen, welche, wie schon H. Müller (Nr. XVI, pag. 320) berichtet hat, in den langgriffeligen Blüten länger als in den kurzgriffeligen sind. Am Boden der Fruchtknotenhöhle erhebt sich eine gestielte Zentralplacenta, welche mit dem Stiel zusammen im allge-

meinen die Gestalt eines Steinpilzes hat und an ihrer Spitze einen spitz kegelförmigen, in den untersten hohlen Teil des Griffels eindringenden Fortsatz bildet, Die oben schon als annähernd campylotrop bezeichneten Samenanlagen sitzen in grosser Zahl der Oberseite der hutförmigen Placenta mit Ausnahme des endständigen Fortsatzes auf. Dass ihre Integemente doppelt sind, wurde bereits oben hervorgehoben; beizufügen ist gleich, dass ihr kurzer Nabelstrang des Leitbündels entbehrt. Auf die Entwickelung der Samenanlage und ihre Umbildung zum Samen komme ich in dem folgenden Kapitel (III) dieser Arbeit ausführlich zu sprechen.

Was die anatomische Beschaffenheit der Fruchtknotenwand anlangt, so ist zunächst zu bemerken, dass die Epidermiszellen der Aussenseite auf dem Flächenschnitte isodiametrisch und polygonal, auf dem Querschnitt etwas pallisadenartig gestreckt erscheinen, während die Epidermiszellen der Innenwand kurz faserartig gestreckt in Richtung der Längsaxe des Fruchtknotens sind. Nur die äussere Epidermis enthält Spaltöffnungen. Das Grundgewebe besteht aus einem dichten Parenchym, dessen Zellen rundlich sind. Dasselbe schliesst die fünf Leitbündel ein, welche den Mittelnerven der Fruchtblätter entsprechen, ausserdem kleinere nur aus gestreckten dünnwandigen Elementen zusammengesetzte Bündel, sog, Procambiumstränge. Die Leitbündel zeigen eine collaterale Ausbildung.

Bezüglich der Entwicklung der freien Zentralplacenta, verweise ich auf die Arbeiten von Celakovsky (XXII) und Strasburger (XIX), die in dieser Hinsicht Klarheit geschaffen haben. Darnach

ist die freie Centralplacenta als ein Teil der Carpellblätter, welcher die Blütenachse fortsetzt, aufzufassen. Die in die Placenta eintretenden Leitbündel endigen alle blind in derselben, ohne in die zahlreichen Samenanlagen einzudringen. Ein durch die Placenta geführter Querschnitt zeigt, dass die Leitbündel in einer Anzahl von 7—9 im Kreise angeordnet sind und ein ziemlich gleichförmiges Parenchym umgeben. Bezüglich ihrer Struktur ist bemerkenswert, dass der Gefässteil von Bastgewebe allseitig umgeben wird, mithin das Leitbündel eine stelenartige Ausbildung hat, eine das Leitbündel umschliessende Endodermis ist nicht vorhanden. Hervorheben will ich schliesslich noch die starke Speicherung von reichlichen Nährstoffen, insbesondere von Stärke in der Placenta.

Die Bestäubung des Fruchtknotens wird bei den über Wasser entwickelten Blüten durch Insekten vollzogen, worüber näheres bei Knuth u. Löw XVI. XII. einzusehen ist. Was die submersen Blüten anlangt, so hat sie unter dem Wasserspiegel schon Appel gesehen und hat angegeben, dass sie infolge von Selbstbefruchtung in der Blütenknospe vollkommen reife Früchte entwickeln. Bei den von mir beobachteten submersen und schliesslich fruktifizierenden Blüten habe ich Kleistogamie nicht konstatieren können.

Die 3—5 mm lange und 2—3 mm breite Frucht hat eine eiförmige Gestalt und kann mit den Systematikern als Kapsel bezeichnet werden. Sie ist infolge einer Abwärtskrümmung des Blütenstiels, welche nach der Befruchtung eintritt und während der Umbildung des Blütenstiels zum Fruchtstiel zunimmt, mit ihrer Spitze nach abwärts gerichtet, und wird an ihrer Basis noch von den persistierenden Kelchblättern ge-

stützt. Von dem anatomischen Bau der Fruchtstiele war schon oben im Anschluss an die Besprechung der Blütenstiele die Rede. Die Struktur der Fruchtwand zeigt ähnliche Verhältnisse, wie die der Fruchtknotenwandung, welche bereits oben beschrieben wurde. Nur hat die Streckung der inneren, wie äusseren Epidermiszellen in der Flächenansicht zugenommen, auch die pallisadenartige Streckung der äusseren Epidermiszellen auf dem Querschnitt. Dazu kommt, dass die inneren in der Flächenansicht faserartig in einander greifenden Epidermiszellen zum grössten Teile stärker verdickte und verholzte Aussenwände und ebenso beschaffene und von reichlichen Tüpfeln durchsetzte Seitenwände aufweisen, während die Innenwände dieser Zellschicht gleich den Wänden der übrigen an dem Pericarpe beteiligten Zellen durchaus Zellulosereaktion geben. Eine Ausnahme hiervon machen nur die Längsstreifen innerer Epidermiszellen, welche vor den 5 Leitbündeln der Fruchtschale gelagert sind. Die Struktur der Fruchtwandung ist schon von Weberbauer (XV. pag. 27) beschrieben worden; seine Befunde sind nach dem oben gesagten zu berichtigen. Bei der Fruchtreife gelangen die Früchte in das Wasser und es beginnt dann in den meisten Fällen ein Faulen der äusseren Teile des Pericarps bis auf die von der inneren Epidermis gebildeten »Widerstandsschichte.« Schliesslich reissen die dünnwandigen streifenartigen Partieen der letzteren, welche nach innen den Leitbündeln vorgelagert sind und es spaltet sich auf diese Weise die Widerstandsschichte in fünf Klappen, weshalb man die Frucht, wie schon oben gesagt wurde, als Kapsel bezeichnen kann.

In einigen Fällen habe ich kein Aufspringen der Früchte durch Längsspalten beobachtet, sondern nur eine Ablösung der gesamten im Zusammenhang bleibenden Fruchthülle vor dem Fruchtstiele. Ein Aufspringen der Früchte über Wasser, welches H. Schenck (IX pag. 32) angibt, habe ich nicht angetroffen. Meine Angaben über dies Öffnen der Früchte lassen sich in Einklang bringen mit den Angaben der Systematiker; so schreiben beispielsweise Bentham und Hooker in Genera plantarum: Capsula subglobosa membranacea, 5-valvis, valvis apice cohaerentibus, v. suturis connatis subevalvis, polysperma.

Der Same hat eine kugelige bis eiförmige Gestalt und zeigt Ende Juli noch eine gelbbraune Färbung, welche im Herbst in eine schwarzbraune übergegangen ist. Er hat einen Durchmesser von etwa $^1/_2$ mm und sinkt auf dem Wasser unter. Das Nährgewebe ist ölig und reichlich entwickelt. Der Embryo ist gerade und cylindrisch und nimmt fast die ganze Länge des Samens ein; die Cotyledonen sind kurz ($^1/_3$ der Länge des ganzen Embryos) und annähernd breit elliptisch.

Die anatomische Struktur der Samenschale und des Nährgewebes wird im III. Kapitel im Anschluss an die Entwicklungsgeschichte des Samens ihre Erledigung finden.

III.

Samenentwicklung.

Berührte ich im vorhergehenden Kapitel kurz die anatropen Samenanlagen, so will ich den Entwickelungsgang der letzteren bis zum reifen Samen in diesem Abschnitt näher verfolgen.

In ihren ersten Entwickelungsstadien — durchschnitten wurde eine Knospe von 1 mm Durchmesser — stellen die Samenanlagen flache, wellige Erhebungen der Placenta dar, die durch lokales Längenwachstum der beiden äusseren Zelllagen entstehen. (Fig. 1.) Von diesen zwei Zellschichten, die untereinander nicht korrespondieren, besitzt die nach innen gelegene etwas grössere Zellen. Die übrigen Entwicklungsstadien bis zur völlig entwickelten Samenanlage wurden weiter bis vollkommen ausgebildeten Blüten bezw. Fruchtknoten entnommen, wozu bemerkt sein mag, dass in demselben Fruchtknoten eine ganze Reihe der zunächst aufeinander folgenden Entwickelungszustände nebeneinander angetroffen wird.

In dem Stadium, das Figur 2 zeigt, erscheinen die Samenanlagen bereits als stumpfe, zylindrische Höcker.

Figur 3 zeigt weiter an solchen zylindrischen Höckern subepidermal und etwas seitlich bei a gelegen eine vergrösserte Zelle, das Archespor, sowie schwache Andeutungen eines Integumentes durch entsprechende Hervorwölbung bestimmter Epidermiszellen. Durch die Lage des Archespors wird schon die erste Krümmung der Samenanlage angedeutet. Viel vorgeschrittener ist das Entwickelungsstadium, das in Figur 4 abgebildet ist. Der nucellus tritt deutlich als ein halbkugeliger Zellkomplex hervor, ebenso das innere Integument als ringförmiger Gewebewulst, während die Entwicklung des äusseren Integumentes von der dem nucellus abgekehrten Seite beginnt. Es lässt sich in dem gezeichneten Stadium und nächst jüngeren in dem vorgewölbten Nucellus und den daran sich anschliessenden Teil der Samenanlage eine

Zellreihe aus drei Zellen erkennen, welche aus dem Archespor durch Querteilung hervorgegangen ist und an dem vorgewölbten Teile des nucellus von einer flachzelligen Epidermis bedeckt ist, oder aber schon eine Auflösung eines Teiles dieser Zellen und das Auftreten des primären Embryosackes. An der Bildung der Integumente nehmen nur Epidermiszellen teil, welche entsprechend in die Länge gewachsen sind und sich späterhin quer zur Achse der Samenanlage teilen. Die Krümung der Samenanlage ist bei dem in Rede stehenden Stadium (Fig. 4) viel ausgeprägter als im vorhergehenden. Allmählich entwickeln sich die beiden Integumente vollständig und schliessen endlich infolge eines starken Längenwachstums den nucellus ein. Ein solches Stadium stellt die Figur 5 dar. Man erkennt in diesem Stadium, dass das innere Integument sich aus drei Zelllagen zusammensetzt, die insofern von einander verschieden sind als die an den nucellus grenzende Zellschicht auf dem Längsschnitt der Samenanlage mehr gestreckte und grössere Zellen, die beiden äusseren dagegen kleinere Zellen aufweisen; die mittlere besitzt ausserdem verdickte Zellwandungen. Das äussere Integument wird aus zwei Zellschichten gebildet.

Das Aussehen der Samenanlagen einer sich eben öffnenden Blüte ist in Figur 6 dargestellt. Die Integumente zeigen bereits eine auffallend starke Entwickelung, insbesondere das äussere. Der nucellus liegt nicht mehr frei, sondern ein tiefer Micropylekanal führt durch das kappenförmig verlängerte äussere Integument und das gleichfalls, wenn auch nicht so stark verlängerte innere Integument zu dem Embryosack, der nach Auflösung der übrigen Zellen des

Fig. 1.

Fig. 2.

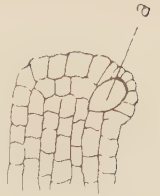

Fig. 3.

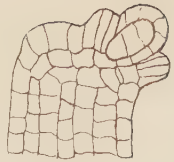

Fig. 4.

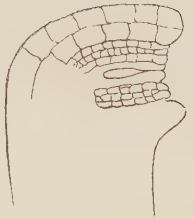

Fig. 5.

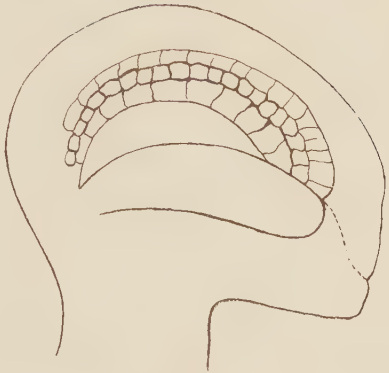

Fig. 6.

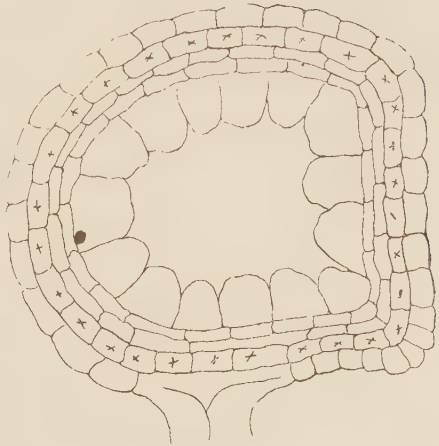

Fig. 7.

Samenentwicklung.

Nucellus sich vergrössert hat und die Stelle des Nucellus einnimmt. Bezüglich des inneren Integumentes ist zu erwähnen, dass in diesem Stadium die Wände der mittleren Zellschichte sich noch stärker verdickt und etwas verkorkt haben und die innere an den Embryosack grenzende sich zu vergrössern beginnt. Alle Zellschichten zeigen einen reichen Inhalt an Nährstoffen, vor allem auch Stärkekörner. Den Befruchtungsvorgang konnte ich nicht beobachten, wohl aber die Veränderungen, welche sich nach derselben im Embryosacke je den Zellschichten der Integumente, hier bei der Umbildung derselben in die Samenschale sich vollziehen.

Ein viel vorgeschritteneres Stadium der Samenanlage beziehungsweise des jüngeren Samens nach der Befruchtung der Eizelle stellt die Figur 7 dar. Die Samenanlage hat sich bedeutend vergrössert, von den zwei Zellschichten des äusseren Integumentes zeigt die innere meist je einen selten mehrere rhomboedrische oder anders gestaltete Krystalle von Kalkoxalat in dem Lumen jeder Zelle, während die Zellen der äusseren epidermalen Schichte ihre Aussenwände vorzuwölben beginnen. Die beiden äusseren Schichten des inneren Integumentes erscheinen im medianen Längsschnitt der Samenanlage stärker quer gestreckt, während die Zellen der innersten Schichte sehr voluminös geworden sind. Gleichzeitig beobachtet man in dem früher vom Embryosack eingenommenen Raum die Entwickelung des Nährgewebes.

Von dem oben besprochenen jungen Samen ist kein weiter Schritt mehr zu dem vollkommen ausgereiften. Die Samenschale des reifen Samens (XVII) lässt noch deutlich die dünnwandige,

stellenweise zerrissene Epidermis mit ihren vorgewölbten Zellen erkennen, weiter die subepidermale krystallführende Zellschichte, deren Innenwände namentlich verquollen erscheinen, und schliesslich die grosszellige (dritte und innerste) Zelllage des inneren Integuments, diese gleichfalls mit mehr und weniger stark verquollenen Membranen, während die äussere und mittlere Zellschichte des inneren Integuments bald mehr bald weniger zu einer glashellen Membran zusammengedrückt erscheinen.

Das Nährgewebe ist ziemlich reichlich entwickelt, besteht aus grosslumigen Zellen und speichert wie auch der Embryo fettes Öl und Aleuronkörner, welche Globoide einschliessen.

Ich gehe nun zu einem Vergleiche der Samenanlagen und der Samenschale und ihre Entwickelungsstadien mit denen anderer Primulaceen über, soweit sich hierüber Angaben in der Literatur vorfinden.

Zu diesem Behufe mögen die letzten kurz zusammengefasst werden.

Nach den Untersuchungen von Vesque (VI), Warming (III), Pax (VII und VIII) und Billings (XVII) besitzen die Samenanlagen der Primulaceen im Gegensatz zu anderen sympetalen und in Übereinstimmung mit den verwandten Myrsineen und Plumbagineen doppelte Integumente. Des weiteren ist der Nucellus bei ihnen sehr schwach entwickelt, indem derselbe nur aus der Macrospore und einer einschichtigen Bedeckung besteht. Die innerste Schichte des inneren Integumentes ist als sogenannte Tapete oder Epithel entwickelt, scheint aber nicht überall die charakteristische palisadenartige Gestalt ihrer Zellen (vergl. VII. pag. 39 und XVIII pag. 277) zu besitzen,

welche bei bestimmten Primulaarten und bei Lysimachia zuerst durch Vesque und Warming konstatiert worden sind. Erwähnenswert ist schliesslich, dass Billings[1]) bei der Beschreibung der weiteren Entwickelung der Samenschale allerdings in sehr unklarer Weise die Auflösung von Zellen des Integuments angiebt.

Meine Befunde decken sich sohin im allgemeinen mit den Verhältnissen bei anderen Primulaceen, namentlich hinsichtlich des Auftretens eines doppelten Integumentes und eines schwach entwickelten Nucellus bei Hottonia. Ein nach Art einer Palisadenzellschichte ausgebildetes Epithel ist nicht vorhanden. Wir haben aber bei der Entwickelung der Samenanlage gesehen, dass vor der Befruchtung die mittlere Zellschichte des dreizellschichtigen inneren Integumentes vor den beiden anderen in besonderer Weise differenziert erscheint und weiter, dass nach der Befruchtung die Zellen der innersten Zellschichte zu Riesenzellen anwachsen, von einem Epithel wie bei Primula kann aber nicht die Rede sein.

Auch von einer Auflösung von Zellen der Integumente, von welcher Billings spricht, habe ich nichts beobachten können.

Bezüglich der Struktur der Samenschale ist mir aus der Literatur nur eine Notiz über die Samen von Cyclamen bekannt geworden. Gressner (II) erwähnt, dass die Aussenwände der Epidermiszellen des Samens zu kugeligen Papillen erweitert sind, weshalb die ganze Oberfläche des Samens papillös erscheint, und

1) Die Angaben von Billings lassen an Klarheit sehr zu wünschen übrig, dieselben enthalten zum Teil Widersprüche.

dass die subepidermale Zellschicht aus sehr schmalen, tangential gestreckten Zellen besteht, in deren Lumen je ein Krystall oxalsaurer Kalk liegt. Cyclamen besitzt mithin eine ebenfalls subepidermale Krystallschicht und es bleibt noch weiterhin zu untersuchen, ob dieses anatomische Verhältnis eine grössere systematische Bedeutung hat und eventuell einen anatomischen Charakter der Familie oder bestimmter Gattungen darstellt.

IV.

Verbreitung, Überwinterung und Keimung der Samen.

In diesem Kapitel soll, wie die Überschrift sagt, von der Verbreitung, Überwinterung und Keimung die Rede sein. Ich schicke daher nochmals kurz die Beschreibung der Samen voraus.

Die reifen Samen haben, woran nochmals erinnert werden soll, eine kugelig bis eiförmige Gestalt und messen im Durchmesser einen halben Millimeter. Bemerkenswert ist ihr spez. Gewicht, welches schwerer als das spez. Gew. des Wassers ist. Die Oberfläche erscheint schwarzbraun. Der Embryo, umgeben von reichlichem Nährgewebe ist fast gerade, die Kotyledonen sind kurz und schwach abgesetzt von dem gestreckten Hypocotyl und dem daran sich anschliessenden Würzelchen.

Ich komme nun zuerst auf die Verbreitungsweise des Samens zu sprechen, wobei zwei Faktoren in Betracht kommen, nämlich: das Wasser und die Wasservögel. Wie ich schon bei Besprechung der Fruchtkapsel auseinandergesetzt habe, konnte ich ein

wirkliches Aufspringen derselben nicht beobachten. Ich stehe in dieser Hinsicht auch im Widerspruch mit Schenck (IX.) welcher Hottonia neben Utricularia und Lobelia als ächte Wasserpflanzen aufführt, welche über dem Wasserspiegel auf langen Inflorescenzsprossen ihre vielsamigen Kapselfrüchte ausbilden und beim Aufspringen der letzteren die Samen auf die Wasseroberfläche streuen. Nach der Darstellung von Schenck müssten die Samen infolge ihres spez. Gewichtes zu Boden fallen und würden dann nicht die nach meinen Beobachtungen geeigneten Keimungsstätten (siehe später) finden, auch würde in diesem Falle die Verbreitung der Samen, wenn auch nicht ausgeschlossen, so doch wesentlich erschwert. Nach meinen Beobachtungen gelangen die Samen nach der Reife nicht sofort ins Wasser, sondern bleiben in der Frucht eingeschlossen, welche sich vom Fruchtstiel durch Fäulnis ablöst. Dem Umstande, dass innerhalb der Frucht Luft vorhanden ist, ist es zuzuschreiben, dass dieselbe über Wasser gehalten wird und somit durch Strömung bezw. Wellenschlag verbreitet werden kann. Die Fruchtwand geht nach längerem Verweilen in Wasser in faulenden Zustand über und zwar zuerst der äussere Teil desselben, der übrig gebliebene Teil reisst später in 5 Spalten auf, die somit den fünf Mittelrippen der Fruchtwandung entsprechen; die Samen gelangen dann ins Wasser und sinken dort zu Boden. Aber auch Wasservögel kommen bei der Verbreitung in Betracht, sei es, dass die faulenden Früchte an dem Gefieder haften bleiben und so in andere Gewässer gelangen oder sei es, dass sie mit ihren Füssen die in Schlamm eingebetteten Kapseln verschleppen.

Über die Überwinterung des Samens ist folgendes anzuführen. Die Samen haben im Sommer (etwa Ende Juli) noch eine gelbbraune Farbe, enthalten aber bereits das ausgebildete Nährgewebe und den voll entwickelten Embryo. Im Herbste hat die Samenschale eine schwarzbraune Färbung angenommen. Die krystallführende zweite Zellschichte derselben kann als Schutzmittel gegen Tierfrass angesehen werden. Die Krystalle erhalten sich selbst dann, wenn die Samenschale unter dem Einfluss des Wassers zu verquellen und schliesslich zu faulen beginnt. Die Überwinterung kann nach den im Laboratorium angestellten Keimungsversuchen stattfinden im Schlamm, im Wasser oder auch trocken. In allen drei Fällen bleibt die Keimfähigkeit erhalten. In der Natur kommen wohl nur die beiden ersten Überwinterungsformen, vor allem aber die Überwinterung im Schlamm in Betracht. Die Früchte gelangen nach meinen Beobachtungen in der Natur infolge der Strömung gewöhnlich in seichtes Wasser, sinken zu Boden und es können dann die Samen im Schlamm ohne oder unter einem Wasserspiegel den Winter überdauern. Diese Überwinterungsart konnte ich sehr schön verfolgen in dem von Schwarz erwähnten Graben unweit Möhrendorf an der Strasse nach Dechsendorf. Die vorhin erwähnten Laboratoriumsversuche wurden in der Weise angestellt, dass ich Ende Oktober die seit Juli unter Wasser aufbewahrten, den Früchten entnommenen Samen zum Teil unter Wasser, zum Teil im Schlamm unter Wasser und zum Teil trocken im Schälchen den Winter überdauern liess. In allen drei Fällen büssten die Samen die Keimungsfähigkeit nicht ein.

Die Keimungsversuche wurden im botanischen Garten angestellt.

Die während des Winters im Kalthause unter Wasser aufbewahrten Samen liess ich gegen Ende April bei einer Temperatur von 16° teils in einer mit Wasser gefüllten Schale, teils im feuchten Schlamm keimen. Schon nach zwei Tagen schwollen die Samen bis zu ihrer doppelten Grösse stark an und zeigten ein helleres Aussehen ihrer Samenschale. Am 4. Tage durchbrach das von einer Calyptra bedeckte Würzelchen des Embryos die Testa und suchte durch eine starke Streckung und Krümmung des hypocotylen Gliedes den Erdboden zu erreichen. Während sich das hypocotyle Glied anfangs im Verhältnis zum Würzelchen ausserordentlich streckt, bleibt letzteres längere Zeit hindurch sehr kurz und beginnt sich erst dann stärker zu entwickeln, sobald die Kotyledonen sich von der Samenschale befreit haben. Vorher bildet sich nur an der Übergangsstelle vom Hypocotyl zum Würzelchen — anatomisch erkennbar durch kürzer gestreckte Zellen — ein ganzer Kranz von Wurzelhaaren, die durch Auswachsen von Epidermiszellen zu langen Schläuchen entstehen und in ihren ersten Entwickelungsstadien papillenartige Ausstülpungen vorstellen. Die mittlerweile angewachsenen und nun länglichen Kotyledonen ergrünen sehr früh, bleiben jedoch bis zur Aufzehrung der in dem Nährgewebe enthaltenden Reservestoffe innerhalb der Samenschale stecken. Nach Aussaugung des Nährgewebes wird dasselbe samt der noch stark inkrustierten Samenschale abgeworfen und zwar geschieht dies in der Weise, dass die beiden Kotyledonen an ihrem unteren Teile etwas auseinanderweichen und sich dadurch ihrer Umhüllung entledigen; die Samenschale wird gewissermassen abgeschoben. Nach Ent-

fernung derselben bleiben die unter Wasser befindlichen Keimlinge noch kurze Zeit am Boden liegen und werden dann durch eine Sauerstoffblase, die sich gewöhnlich zwischen den Kotyledonen über dem Vegetationspunkt bildet, an die Oberfläche des Wassers emporgehoben, auf welchem sich die Keimblätter ausbreiten und lebhaft assimilieren. Jetzt beginnt auch ein starkes Längenwachstum des Würzelchens, das sich fadenförmig in die Länge streckt und später auch kleine Seitenwürzelchen bildet. Die Länge des ganzen Keimlings zu dieser Zeit vom Vegetationspunkt bis zur Wurzelspitze beträgt zirka 6 Millimeter. Die geschilderte Entwickelung bis zu diesem Stadium nahm durchschnittlich 10 Tage in Anspruch.

Wesentlich länger ist die Zeitdauer bei den Samen, welche ich trocken überwintern liess. Während die Durchbrechung der Testa bei den unter Wasser, wie im Schlamm unter Wasser überwinterten Samen innerhalb 4 Tage vor sich ging, fand eine solche bei den trocken aufbewahrten Samen erst nach 8 Tagen statt, woraus sich ergibt, dass, wenn auch die Keimfähigkeit der trocken überwinterten Samen erhalten geblieben ist, Trockenheit während der Samenruhe die Auskeimung verzögert. Die Weiterentwickelung der unter Wasser zur Keimung gelangten Sämlinge hängt davon ab, ob es ihnen gelingt, sich im Boden zu befestigen; gelingt ihnen das nicht, so gehen dieselben zu Grunde. Um dies zu verhindern, setzte ich alle Keimlinge auf einige mit feuchter Schlammerde gefüllte Töpfe, da ich gesehen hatte, dass die von Anfang an im Schlamm gezogenen Keimpflanzen eine kräftige Weiterentwickelung zeigten. Letztere besteht darin, dass die Keimblätter zur vollkommenen Aus-

bildung gelangen und an dem kegelförmigen Vegetationspunkte sich weitere Blattanlagen zeigen; die Wurzel streckt sich sehr in die Länge und bildet in einigen Fällen Seitenwurzeln aus, in der Sprossachse entsteht eine Adventivwurzel.

Der weitere Entwickelungsgang geht in normaler Weise vor sich. Zahlreiche lange Adventivwurzel, die ihren Ursprung teils in der Sprossachse teils aber auch schon in den Achseln der Blätter haben, geben den Keimlingen eine aufrechte, kriechende oder liegende Stellung. Die Hauptwurzel geht meist zu Grunde, ebenso auch die Keimblätter, die ungeteilt bleiben. Die auf ihnen folgenden Blätter zeigen regelmässige Alternanz und weisen die ersten Fiederteilungen auf, sie erscheinen bald zwei-, drei- oder mehrlappig, bisweilen aber auch noch ungeteilt. Mit den verschiedensten Stadien der sich so weiterentwickelnden Keimpflanzen stellte ich Versuche an, um mir Gewissheit zu verschaffen, unter welchen Umständen eine Weiterentwickelung unter Wasser stattfinden kann. Ich kam zu der Überzeugung, dass eine Fortentwickelung unter Wasser erst nach äusserst kräftiger Entwickelung des Keimlings eintreten kann nnd zwar nach meinen Beobachtungen nach 4—6 Monaten. Früher unter Wasser gesetzte Keimlinge gehen insgesamt zu Grunde, da sie durch Algenbildung wie auch durch Wassertiere zu sehr gefährdet sind. Daraus schloss ich, dass eine Verbreitung der Art in der Natur durch Keimlinge nur dann stattfinden kann, wenn denselben die Möglichkeit gegeben wird, sich in feuchter Erde kräftig weiterzuentwickeln. Diese Annahme fand ich bestätigt durch das Auffinden von Keimpflanzen an den Ufern des Oberndorfer Weihers, wie auch in dem

in die Seebach führenden Graben unweit Möhrendorfs und in einigen Gräben der Dechsendorfer Gegend, deren Wasserstand ein sehr minimaler war.

Fasse ich kurz meine Beobachtungen zusammen, so ergibt sich, dass die Überwinterung im feuchten Schlamme unter einem niederen Wasserspiegel die beste Vorbedingung zur Keimung der Samen ist. Erfolgt die Keimung im tiefen Wasser, so können sie bloss dann zur Entwickelung gelangen, wenn sie durch Strömung oder Wassertiere in die Ufernähe gebracht werden, erfolgt sie dagegen im seichten Wasser, so ist auch durch Zurücktreten des Wasserspiegels den Keimlingen Gelegenheit gegeben, in den Schlamm einzudringen. Hat der Keimling festen Boden gefasst, so entwickelt er sich zur Landform und geht von dieser wieder über zur submersen Form.

V.

Übergang der terrestren Form zur submersen und umgekehrt.

In diesem Kapitel will ich zunächt die Bildung der Landform und den Übergang derselben zur Wasserform besprechen, da dieser Vorgang in der Natur sehr häufig vorkommt und für die Verbreitung der Art durch Samen von grösster Bedeutung ist.

Nach meinen Untersuchungen entwickelt sich der Keimling, wie schon oben ausgeführt wurde (siehe Kap. IV), am besten in feuchter Erde zu einer kräftigen jungen Landpflanze. Diese zeichnet sich vor allem durch einen dorsiventralen Wuchs ihres Sprosssystems aus, welcher auf Lateralgeotropismus beruht. Eine

von mir gezogene sechs Monate alte Landpflanze zeigt sehr schön diese Wuchsverhältnisse und hat dabei eine Sprosslänge von 12—14 Zentimeter bei einer Achsendicke von 2 Millimeter. Ihre Blätter sind kleiner wie bei der Wasserform, nicht so tief fiederspaltig, die Fiederchen kürzer und breiter, zuweilen auch mit einem Fiederchen 2. Ordnung versehen. In den Achseln der Blätter entstehen zahlreiche kurze 3—4 Zentimeter lange Seitensprosse, sowie in den Knoten eine grosse Anzahl langer Adventivwurzeln, die namentlich an den unteren Achsenteilen auftreten.

Wenn man eine in solcher Weise entwickelte Landform unter Wasser setzt, so ergeben sich an derselben schon nach kurzer Zeit charakteristische Veränderungen. Die Internodien haben sich stark gestreckt, die neugebildeten Blätter erscheinen länger gestielt und zeigen auch schmälere Fiederchen. Innerhalb 14 Tage ist eine Streckung des Sprosses um 7 Zentimeter eingetreten; in demselben Verhältnis haben sich auch die kleinen Seitensprosse weiter entwickelt. Das vorher so auffallende dorsiventrale Wachstum ist aufgegeben und die Pflanze in das Übergangsstadium zur submersen Form eingetreten.

In derselben Weise gehen nach meinen Beobachtungen die in freier Natur aus den Keimpflanzen hervorgegangenen Landpflanzen (siehe Schluss des Kapitels) in die submerse Form über, wenn der Wasserspiegel infolge starker Niederschläge steigt. Diese Beobachtungen konnte ich am Ende des Sommers des laufenden Jahres in dem in die Seebach führenden Graben unweit Möhrendorf und in dem den oberen grossen Dechsendorfer Weiher umfliessenden Gewässer machen.

Die unter Wasser gesetzte Landpflanze zeigte hier dieselben Veränderungen, welche ich an der zum Experiment benutzten Landpflanze beschrieben habe. Dabei zeigen die Sprosse das Bestreben, eine möglichst grosse Tiefe zu gewinnen, indem sie gegen die Mitte der Gräben zu wachsen beginnen. Schliesslich haben sie sich reichlich verzweigt, zu einer Übergangsform zur submersen Form entwickelt und bilden nun rasenartige Flächen im Wasser. Die Sprosse erreichen eine Länge bis zu 25 Zentimeter und befestigen sich durch lange Adventivwurzeln im Boden: die Internodien sind stark gestreckt.

Waren im Laufe des Sommers an diesen beiden Standorten nur wenige Exemplare der Landform vorzufinden, so waren anfangs Herbst ganze Flächen mit üppig vegetierenden Pflanzen zu sehen, welche grösstenteils aus Frühjahrskeimlingen hervorgegangen sind. Nur den günstigen Wasserverhältnissen ist es zu verdanken, wenn auf diese Weise eine so starke Verbreitung der Art durch Keimlinge stattfinden kann, womit das plötzliche Auftreten und Verschwinden der Art im Zusammenhange steht.

Der Übergang von der submersen zur terrestren Form ist ebenfalls durch Änderungen des Wasserstandes bedingt.

Zieht sich zunächst in seichten Gewässern das Wasser zurück, sodass sich die neu entwickelten Sprosse an der Luft entwickeln müssen, so bekommt die Pflanze im Laufe der Zeit ein anderes Aussehen. Die ursprünglich vorhandenen submersen und reich verzweigten Sprosse werden in den Schlamm eingebettet und übernehmen die Funktion eines Rhizoms; die neu gebildeten beblätterten Sprosse besitzen ähn-

lich wie die Sprosse der Landpflanzen verkürzte Internodien und kleinere Blätter.

Dieselbe Veränderung tritt zu Tage, wenn die Hottonia bergenden, etwa 1 m tiefen Weiher zum Fischfang, wie z. B. in der Dechsendorfer und Röhracher Gegend anfangs Herbst abgelassen werden. Hat sich in diesen Weihern den Sommer über eine reichliche submerse Vegetation von Hottonia entwickelt, so wird sich dieselbe mit einem Male an die terrestre Lebensweise anpassen müssen. Die langen Sprosse betten sich im Schlamme ein, teils verfaulen sie, teils bleiben sie erhalten, namentlich noch in zurückbleibenden Wasserlachen. Die grossen submersen Blätter gehen zu Grunde; die neu gebildeten Sprosse haben kürzere Internodien und kleinere Blätter. In diesem Zustande überwintern die Sprosse, worauf ich noch zurückkommen werde.

Von den Witterungseinflüssen des Winters hängt die eventuelle Weiterentwickelung im folgenden Frühjahr ab. Da die abgelassenen Weiher gewöhnlich ein Jahr trocken liegen bleiben, hatte ich in einem zweiten (diesen) Jahre Gelegenheit, den weiteren Verlauf der Entwickelung zur typischen Landform zu verfolgen. Im Frühjahr begann eine üppige Vegetation der Landform. Es bildeten sich ganze Rasenflächen aus kurzen kriechenden 8—10 Zentimeter langen Seitensprossen. Diese entwickelten später auch kurze, armblütige Inflorescenzen, welche schon bei der Besprechung der reproduktiven Organe des näheren beschrieben worden sind. Nach der Blütezeit gingen sämtliche Exemplare infolge der grossen Hitze, die im Juni herrschte, zu Grunde. Schliesslich will ich noch erwähnen, dass ich die so erhaltene Landform mit dem zugehörigen

Erdballen sorgfältig aushob und in einem in der Nähe befindlichen tiefen Wassergraben unter Wasser setzte. Nach einiger Zeit war ein starkes Wachstum der Sprossse zu verzeichnen, die sich zur submersen Form weiterentwickelten.

Um zu zeigen, dass auch aus Tiefwasserformen sich Landformen entwickeln, entnahm ich aus dem 6 Meter tiefen unteren Oberndorfer Weiher einen 45 Zentimeter langen Spross mit endständiger Inflorescenz, an derer Basis 4 weitere beblätterte Seitensprosse vorhanden waren. Ich legte denselben mit seinem unteren Teile, der mit zahlreichen Adventivwurzeln versehen war, in Wasser, den oberen Teil auf feuchtes Land. Der ganze Spross ging zu Grunde bis auf die Vegetationspunkte der Seitensprosse und diese letzteren entwickelten Sprosssysteme wie bei der Landform.

Werfe ich einen Rückblick auf das Gesagte, so ergibt sich, dass alle submersen Formen, ob in tiefen oder seichten Gewässern, sehr leicht Landformen bilden, dass ferner die Landform wieder sehr leicht zur submersen Form übergehen kann. Hervorheben will ich weiter nochmals die Pflanzen in den fliessenden seichten Gewässern bezw. Gräben, die meinen Beobachtungen zufolge grösstenteils aus Keimpflanzen hervorgegangen sind und im Frühjahr, selbst auch im Laufe des Sommers wegen ihrer geringen Grösse nicht auffallen.

In der Literatur fand ich nur einige kurze, allgemein gehaltene Angaben über Landformbildung von Hottonia, so bei Göbel (XI), Schenck (IX), Kamienski (V), Askenasy (I) und Schwarz (XX).

VI.

Überwinterung der Pflanze.

Am Schlusse meiner Arbeit will ich die Überwinterung der im Wasser vegetierenden Pflanzen näher betrachten.

Nach meinen Beobachtungen überwintert Hottonia palustris

1) Durch Winterknospen (ähnlich wie bei Utricularia[1]),

2) durch kurze und knospenähnliche, mit Adventivwurzeln versehene Seitensprosse,

3) unter speziellen Umständen auch durch im Schlamm eingebettete verzweigte Sprosse.

Die ersten beiden Überwinterungsformen fand ich in tiefen stehenden, wie auch in fliessenden Gewässern, die dritte in einem 1 m tiefen Weiher bei Dechsendorf, nachdem derselbe im Herbste abgelassen war.

In tiefen stehenden wie auch in fliessenden Gewässern wie z. B. in Oberndorf und dem mehrfach

1) Die Angabe im Schwarz (XX, 657) Flora der Umgebung von Nürnberg und Erlangen, dass bei der Hottonia unseres Gebietes keine Winterknospen gebildet werden, ist schon zu berichtigen. Wenn bei Hottonia auch keine so typischen Hibernakel auftreten, wie bei Potamogeton, Hydrocharis und anderen Wasserpflanzen, so muss man meines Erachtens doch die Knospen, durch welche die Überwinterung ermöglicht wird und aus welchem im Frühjahr die Regeneration der Pflanze stattfindet, als Winterknospen bezeichnen. Übrigens tun dies auch andere Autoren, wie die Citate am Schlusse des Kapitels zeigen.

schon erwähnten Graben am Dechsendorfer Weiher, tritt nach der Blütezeit, wie ich schon bei der Morphologie des Sprosses erwähnt habe, ein Faulen bezw. Verwesen der Achsenteile des Hauptsprosses und auch der Basalteile der Inflorescenzen tragenden Seitensprosse ein. Die Folge davon ist die Loslösung der vegetativen Sprosse, die sich durch Adventivwurzeln im Boden befestigen. Diese bis zu 50 cm langen und 2—3 mm dicken Sprosse überwintern, nachdem ihre Laubblätter bis auf die den endständigen Vegetationspunkt umschliessenden Blattorganen zu Grunde gegangen sind. Der Vegetationspunkt mit seinen dicht gedrängten, durch unentwickelte Internodien getrennten Laubblätter kann mit Rücksicht auf die weitere Entwickelung, von welcher schon im Kapitel II die Rede war, als Winterknospe bezeichnet werden.

In anderen Fällen findet die Überwinterung durch kurze und knospenähnliche mit Adventivwurzeln versehene Seitensprosse statt. Dieselben entwickeln sich gegen das Ende der Vegetationsperiode an den bereits in Fäulnis übergehenden Hauptsprossen als Axillärtriebe. Sie erreichen eine Länge von 2—3 cm und zeichnen sich infolge der unentwickelten Internodien durch ihre dichte Beblätterung aus.

Die dritte Art der Überwinterung beobachtete ich, wie schon gesagt wurde, in einem 1 m tiefen Weiher bei Dechsendorf. Nach dem Ablassen desselben im Herbste betten sich die verzweigten Sprosssysteme im Schlamme ein und überwintern. Im folgenden Frühjahr entwickeln sich die endständigen reich beblätterten Knospen des Sprosssystems zu Land-

pflanzen, worüber das Nähere schon im Kapitel V angegeben ist.

Über die Überwinterung von Hottonia liegen bereits Angaben in der Literatur vor, welche im grossen und ganzen mit meinen eigenen, oben dargelegten Beobachtungen übereinstimmen. So spricht Kerner (XIV) von Wanderknospen, »dieselben sind aber nicht wie jene des Froschbisses, von Niederblättern eingehüllt, sondern stellen eigentlich nur sehr verkürzte Triebe dar, deren kleine, grüne Laubblätter so dicht beisammenstehen und so fest zusammenschliessen, dass der ganze Trieb als ein rundlicher oder elliptischer dunkelgrüner Ballen erscheint. Solche Ballen bleiben mit einem Stück des schwimmenden Stammes, der sie ausgebildet hat, verbunden. Dieser welkt im Spätherbst, beginnt zu verwesen, sinkt in die Tiefe und zieht dabei auch den ihm anhaftenden Ballen mit hinab. Manchmal lösen sich übrigens die grünen Ballen auch schon von dem nahe der Wasseroberfläche schwimmenden und dort im Herbst verwesenden Stamm ab und sinken in den Teichgrund hinab.« Des weiteren schreibt Ascherson (XXI) in seiner Flora der Mark Brandenburg nach Irmisch: Hottonia dauert, wie Utricularia, durch Winterknospen aus, welche die Spitze kurzer Zweige bilden. H. Schenck führt an: »Hottonia überwintert ähnlich wie die Utricularien. Wie schon früher erwähnt, entspringen aus den Achseln der am Grunde des Blüttenschaftes zusammengedrängten Blätter einige Zweige mit ebenfalls spiralig stehenden, kammförmig gefiederten Blätter. An den Enden derselben verkürzen sich die Blätter und schliessen im Herbste knospenartig zusammen. Die Knospen überwintern

geschlossen und entwickeln sich im Frühjahr zu neuen wurzellosen schwimmenden Individuen, deren Hauptaxe dann im Sommer als Blütentragender Schaft aus dem Wasser emportreibt. Schliesslich Ludwig (XIII) »Die Arten von Utricularia, Hottonia und Aldrovandia bilden besondere Winterknospen, die sich im Frühjahr loslösen und zur Oberfläche steigen, während die übrige Pflanze abstirbt.

An dieser Stelle sei mir gestattet, Herrn Prof. Dr. H. Solereder, meinem hochverehrten Lehrer, für die liebenswürdige Unterstützung bei vorliegender Arbeit und das mir stets bewiesene Wohlwollen, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

I. Askenasy: Über den Einfluss des Wachstumsmediums auf Gestalt der Pflanzen in Bot. Zeitung 1870, pag. 235.

II. Gressner: Zur Keimungsgeschichte von Cyclamen in Bot. Zeitung 1874, pag. 803, Tafel 13, Figur 1.

III. Warming: De l'ovule. Annales Sc. nat. Série 6. Tome V, 1877, pag. 235 und 244.

IV. Areschoug: Jemförende Undersökningar öfver Bladets Anatomi Lund 1878, pag. 140, 141.

V. Kamienski: Vergleichende Anatomie der Primulaceen. Abhandlungen der naturforsch. Gesellschaft zu Halle 1878, Band XIV. mit Tafeln, pag. 210—214.

VI. Vesque: Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des Phanerogames Angiospermes. Ann. Sc. natur. Série 6, Tome VIII. 1879, pag. 360.

VII. Pax: Dissertation, Breslau 1882.

VIII. Pax: in Engler-Prantl, natürliche Pflanzenfamilien IV Teil, Abt. 1, 1889, pag. 101.

IX. Schenck: Biologie der Wassergewächse 1886, pag. 13, 90, 91, 132.

X. Schenck: Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse in Bibliotheca Botanica Heft 1, 1886 Kassel, pag. 20, 37. Tafeln IV, VI.

XI. Göbel: Pflanzenbiologische Schilderungen II. Teil, VI. Wasserpflanzen 1893, pag. 241.

XII. Löw: Einführung in die Blütenbiologie, pag. 211, 212, 217, 249.

XIII. Ludwig: Biologie der Pflanzen, pag. 7, 1895.

XIV. Kerner v. Maxilaun: Pflanzenleben, Bd. II, pag. 560, 1898.

XV. Weberbauer: Beiträge zur Anatomie der Capselfrüchte, pag. 27. 1898. Breslau.

XVI. Knuth: Blütenbiologie II, 2, pag. 319—321. 1899.

XVII. Decrock: Ann. Sc. natur. Série 8. Tome XIII, pag. 139, 1901.

XVIII. Billings: Beiträge zur Kenntnis der Samenentwickelung, Flora, Band 88, 1901, pag. 277.

XIX. Strasburger: Das Botanische Practicum 1902, pag. 544.

XX. Schwarz: Phanerogamen und Gefässcryptogamen Flora der Umgegend von Nürnberg-Erlangen, pag. 657.

XXI. Ascherson: Flora der Provinz Brandenburg, der Altmark und des Herzogtums Magdeburg, I. 1864, pag. 558.

XXII. Celakovsky: Vergleichende Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen. Abhandl. der K. böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften 1875—76. VI. Folge Band 8.

XXIII. De Barry: Vergl. Anatomie, 1877, pag. 319.

Lebenslauf.

Philipp August Otto Brokschmidt wurde zu Detmold am 16. Oktober 1878 als Sohn des Taubstummenlehrers Philipp Franz Brokschmidt und seiner Gemahlin Wilhelmine, geb. Schierenberg, geboren. Derselbe ist Protestant und im Besitz der Lippischen Staatsangehörigkeit. Er besuchte das Gymnasium Leopoldinum in Detmold, erlangte dort im März 1894 die Berechtigung für den einjährig-freiwilligen Dienst, besuchte dann noch die Obersecunda und widmete sich Oktober 1894 dem Apothekerberufe. Nach dreijähriger Lehrzeit legte er September 1897 in Hildesheim mit Erfolg die pharmazeutische Gehilfenprüfung ab, bezog nach Beendigung der vorgeschriebenen dreijährigen Konditionszeit im W.S. 1900/01 die Universität Erlangen, an welcher er Mai 1902 das pharmazeutische Staatsexamen mit dem Prädikate »sehr gut« bestand. Er studierte dann noch 4 weitere Semester an derselben Universität, um die Doktorwürde zu erlangen.